POLSKA AKADEMIA NAUK
INSTYTUT ZOOLOGII

ANNALES ZOOLOGICI

Tom 36 Warszawa, 31 XII 1981 Nr 15

Maria GRZYBKOWSKA

Budowa przewodu pokarmowego larw niektórych *Tanypodinae* (*Diptera*, *Chironomidae*)

[Z 7 rysunkami i 2 tabelami w tekście]

WSTĘP

Na zróżnicowanie morfologiczne przewodu pokarmowego larw gatunków z rodziny *Chironomidae* (*Diptera*) zwrócili uwagę GOUIN (1946b), KURAŽSKOVSKAJA (1966) oraz THIENEMANN i ZAVŘEL (1921). Ponadto GOUIN (1946a), przyjmując za podstawowe kryterium anatomię aparatu kardialnego larw, potwierdził zasadność istniejącego dotychczas systemu klasyfikacyjnego *Chironomidae*, rozszczepiającego tę rodzinę na kilka podrodzin. W chwili obecnej zarysowuje się tendencja do tworzenia w obrębie jednej z podrodzin — *Tanypodinae* — coraz to większej liczby plemion, powstających głównie drogą przegrupowywania dawniej ustalonych rodzajów (FITTKAU 1962). Przyczyniły się do tego zastosowane metody, zwłaszcza z zakresu taksonomii numerycznej, uwzględniające cechy morfologiczne, metryczne i niemetryczne wszystkich stadiów rozwojowych (ROBACK i MOSS 1978).

Interesujące jest zagadnienie, w jakim stopniu zróżnicowanie przewodu pokarmowego larw znajduje odzwierciedlenie w systematyce podrodziny *Tanypodinae*, utworzonej na podstawie zastosowanych kryteriów morfologicznych, takich jak kształt i wymiary pewnych elementów ciała, układ plam barwnych czy też wartości wskaźników.

MATERIAŁ I METODY

Larwy *Tanypodinae* zbierano z rzeki Mrogi (Jeżów), Bzury (Łagiewniki) oraz przepływowych stawów Polskiego Związku Wędkarskiego w Zgierzu-Krzywie. Badaniami objęto następujące gatunki: *Procladius culiciformis* (LIN-

NAEUS, 1767) – plemię *Procladiini*, *Apsectrotanypus trifascipennis* (ZETTERSTEDT, 1838) i *Macropelopia nebulosa* (MEIGEN, 1804) – plemię *Macropelopiini*, *Clinotanypus nervosus* (MEIGEN, 1818) – plemię *Coleotanypodini*, *Natarsia punctata* (FABRICIUS, 1805) – plemię *Natarsiini* oraz *Conchapelopia melanops* (WIEDEMANN, 1818) – plemię *Pentaneurini*.

Larwy IV stadium rozwojowego poddawano sekcji in vivo. Charakterystyki metryczne wypreparowanych przewodów pokarmowych ustalano przy użyciu mikrometru okularowego. Pomiary w seriach obejmujących po 30 osobników każdego gatunku były podstawą do obliczenia względnej długości poszczególnych odcinków jelita.

Przewody pokarmowe larw utrwalano w płynie BOUINA lub DUBOSCQA-BRASILA. Wykonane z nich preparaty barwiono hematoksyliną DELAFIELDA i hemalaunem MAYERA, a następnie, po odwodnieniu, zamykano w balsamie kanadyjskim.

WYNIKI

Przewód pokarmowy larw gatunków z podrodziny *Tanypodinae* składa się, podobnie jak u innych owadów, z trzech zróżnicowanych morfologicznie odcinków: jelita przedniego (stomodaeum), środkowego (mesenteron) i tylnego (proctodaeum). Struktura każdego z nich, w związku z różnym pochodzeniem, jest odmienna. W jelicie przednim i tylnym nabłonek na swojej powierzchni wytwarza oskórek chitynowy, którego brak w jelicie środkowym. Ponadto rozmaicie ukształtowana jest błona mięśniowa, zarówno pod względem tęgości, jak i rozmieszczenia włókien podłużnych względem okrężnych (rys. 1).

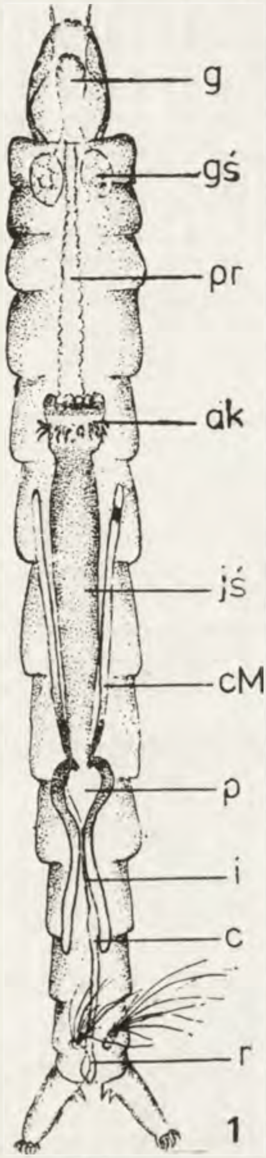
Jelito przednie

Jelito przednie podzielone jest na zróżnicowane funkcjonalnie odcinki: jamę gębową, gardziel, przełyk i zastawkę kardialną.

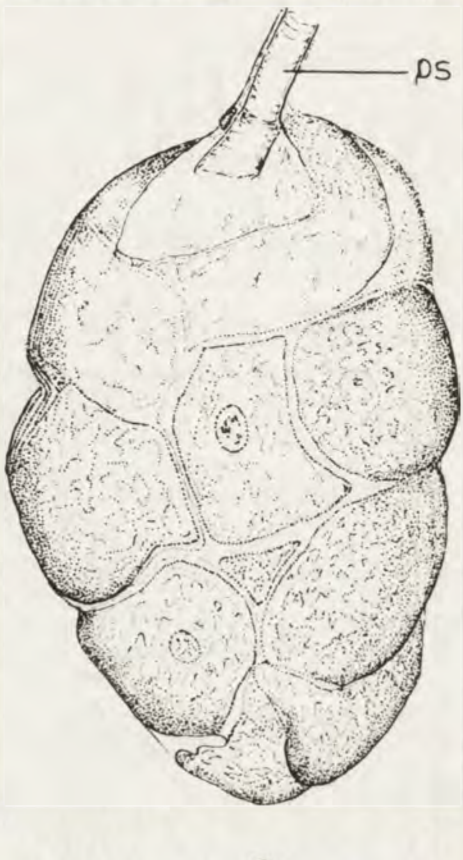
Na dnie jamy gębowej, w pobliżu wejścia do gardzieli, między fałdami podgębia uchodzi nieparzysty przewód ślinowy, który powstał z połączenia dwóch kanałów na poziomie płytki potylicznej puszki głowowej. Przewód ślinowy, wychodzący nieco z boku gruczołu ślinowego, wysłany jest chityną tworzącą podporowe zgrubienia, co upodabnia go w pewnym stopniu do tchawki (rys. 2).

Gruczoły ślinowe są niewielkimi, owalnymi, zwartymi woreczkami, leżącymi w jamie I i II segmentu tułowia. Gruczoły te zbudowane są z olbrzymich, przylegających do siebie komórek, z których każda zawiera duże jądro widoczne przyżyciowo. Wysokość tych komórek wyznacza grubość woreczków ślinowych (rys. 2).

Przełyk jest długą, nieco rozszerzającą się w dystalnym odcinku rurą, o bardzo regularnej strukturze; zewnętrzna warstwa mięśni tworzy w równo-



1



2

Rys. 1–2: 1 — *Natarsia punctata* (Fabr.), przewód pokarmowy: ak — aparat kardialny, c — jelito grube, cM — cewki Malpighiego, g — gardziel, gś — gruczoły ślinowe, i — jelito cienkie, jś — jelito środkowe, p — odcinek pyloryczny, pr — przełyk, r — jelito proste; (20 ×). 2 — *Apsectrotanypus trifascipennis* (Zett.), gruczoł ślinowy: pś — przewód ślinowy; (400 ×).

Fig. 1–2: 1 — *Natarsia punctata* (Fabr.), alimentary tract: ak — cardiac apparatus, c — colon, cM — Malpighian tubules, g — pharynx, gś — salivary glands, i — ileum, jś — mesenteron, p — pylorus, pr — oesophagus, r — rectum; (20 ×). 2 — *Apsectrotanypus trifascipennis* (Zett.), salivary gland: pś — salivary duct; (400 ×).

Tabela 1. Cechy metryczne i merystyczne aparatu kardialnego oraz cewek Malpighiego larw *Tanypodinae* (*R* – rozpiętość wartości, $\bar{x}$ – wartość średnia i odchylenie standardowe; długość wyrażona w milimetrach)

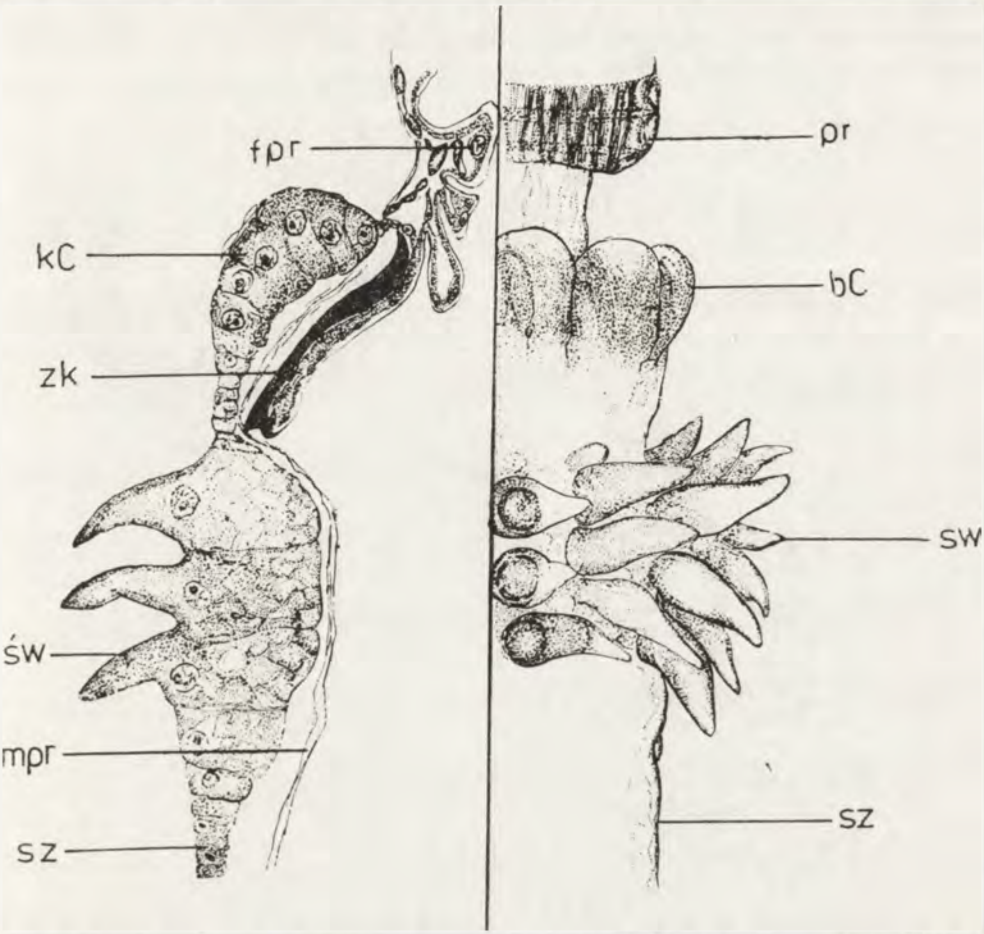
Table 1. Metric and meristic characters of the cardiac apparatus and Malpighian tubules in the larvae of *Tanypodinae* (*R* – range of values, $\bar{x}$ – mean value and standard deviation; length in millimetres)

Cecha / Character — Gatunek / Species		Aparat kardialny / Cardiac apparatus				Cewki Malpighiego / Malpighian tubules	
		Długość / Length	Liczba okółków / Number of whorls	Liczba wyrostków / Number of processes	Liczba brodawek / Number of papillae	Długość przednich / Length of anterior	Długość tylnych / Length of posterior
Procladius culiciformis (L.)	*R*	0,31 – 0,41	3,0 – 4,0	11	8	1,66 – 2,30	1,18 – 1,35
	$\bar{x}$	0,35 ± 0,01	3,1 ± 0,03			1,99 ± 0,05	1,29 ± 0,02
Apsectrotanypus trifascipennis (Zett.)	*R*	0,22 – 0,30	3,0 – 4,0	13	8	1,18 – 1,35	0,78 – 0,86
	$\bar{x}$	0,25 ± 0,01	3,2 ± 0,04			1,26 ± 0,02	0,84 ± 0,01
Macropelopia nebulosa (Meig.)	*R*	0,33 – 0,49	3,0	18	11	1,79 – 2,03	1,28 – 1,53
	$\bar{x}$	0,42 ± 0,02				1,89 ± 0,04	1,40 ± 0,03
Clinotanypus nervosus (Meig.)	*R*	0,30 – 0,40	3,0	16	11	1,26 – 1,66	1,16 – 1,41
	$\bar{x}$	0,34 ± 0,01				1,57 ± 0,03	1,26 ± 0,03
Natarsia punctata (Fabr.)	*R*	0,26 – 0,39	2,0 – 4,0	13	10	1,56 – 1,81	1,02 – 1,23
	$\bar{x}$	0,35 ± 0,01	3,3 ± 0,1			1,70 ± 0,03	1,15 ± 0,02
Conchapelopia melanops (Wied.)	*R*	0,31 – 0,38	2,0 – 4,0	16	10	1,22 – 1,47	0,90 – 1,02
	$\bar{x}$	0,34 ± 0,01	3,2 ± 0,1			1,33 ± 0,04	0,95 ± 0,01

miernych odstępach okrężne pierścienie. Umieszczone pod nimi, w znacznie mniejszej liczbie, delikatniejsze włókna podłużne wnikają w kilkanaście fałd nabłonkowych. Cienka, również pofałdowana intima wyściela jamę przełyku.

Aparat kardialny

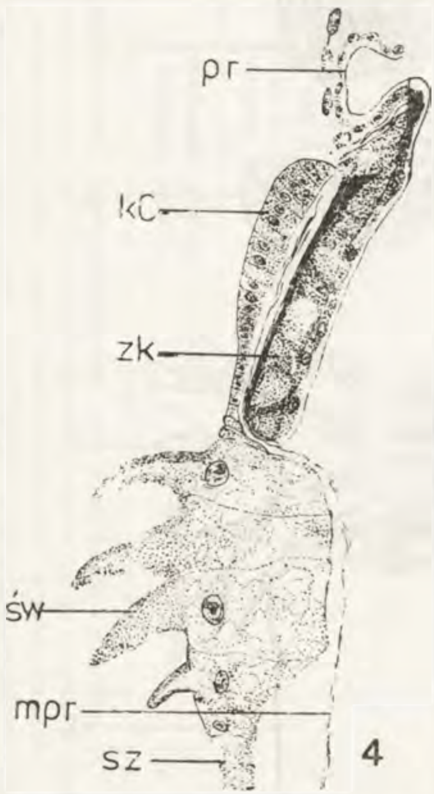
Aparat kardialny larw *Tanypodinae* jest zwartym narządem o bardzo skomplikowanej budowie (rys. 3 i 4).



Rys. 3. *Clinotanypus nervosus* (MEIG.), aparat kardialny (z lewej strony przekrój podłużny z prawej strony widok z góry): bC — brodawki utworzone z komórek Cuénota, fpr — fałdy przełyku, kC — komórki Cuénota, mpr — błona perytroficzna, pr — przełyk, sz — szyjka, św — wyrostki ślepe, zk — zastawka kardialna; (240 ×).

Fig. 3. *Clinotanypus nervosus* (MEIG.), cardiac apparatus (left side — longitudinal section, right side — dorsal view): bC — papillae formed by Cuénot's cells, fpr — oesophagal folds, kC — Cuénot's cells, mpr — peritrophic membrane, pr — oesophagus, sz — collum, św — caecal diverticula, zk — cardiac valve; (240 ×).

Część ektodermalna tworzy zastawkę kardialną — wypuklinę przełyku zwisającą do endodermalnego worka kardialnego. Charakteryzuje ją brak tkanki mięśniowej i znaczna tęgość oskórka chitynowego, wytwarzanego przez nabłonek blaszki wstępującej. Wyróżnia się dwa typy zastawek. Na tej podstawie badane gatunki można zaszeregować do dwu odrębnych grup. Do pierwszej z nich należą *Natarsia punctata* (FABR.) i *Conchapelopia melanops* (WIED.). Ich zastawki charakteryzuje znaczna objętość komórek budujących nabłonek blaszki wstępującej, jednakże wytwarzających na swojej powierzchni stosunkowo cienki (w porównaniu z larwami grupy drugiej) oskórek chitynowy. Przełyk nie tworzy fałdów. Grupa druga obejmuje larwy pozostałych gatunków. Ścianka ich prze-





5

Rys. 4. *Conchapelopia melanops* (WIED.), aparat kardialny, przekrój podłużny: kC — komórki Cuénota, mpr — błona perytroficzna, pr — przełyk, sz — szyjka, św — wyrostki ślepe, zk — zastawka kardialna; (400 ×).

Fig. 4. *Conchapelopia melanops* (WIED.), cardiac apparatus, longitudinal section: kC — Cuénot's cells, mpr — peritrophic membrane, pr — oesophagus, sz — collum, św — caecal diverticula, zk — cardiac valve; (400 ×).

Rys. 5. *Apsectrotanypus trifascipennis* (ZETT.), jelito środkowe: kr — komórka regeneracyjna; (240 ×).

Fig. 5. *Apsectrotanypus trifascipennis* (ZETT.), mesenteron: kr — regenerative cell; (240 ×).

łyku tuż przed wnicowaniem do worka kardialnego wytwarza trzy umięśnione płaty sterczące do światła przewodu pokarmowego. Sama zastawka jest cienkim fałdem ze ściśle do siebie przylegającymi blaszkami epithelium (rys. 3).

Część endodermalna aparatu kardialnego składa się z kilku zróżnicowanych strukturalnie i fizjologicznie odcinków.

Pierwsza strefa worka kardialnego utworzona jest z olbrzymich komórek Cuénota (rys. 3 i 4), które grupują się w brodawki, szczególnie silnie wysklepione na zewnętrznej powierzchni jelita larw drugiej grupy gatunków. Liczba ich jest różna u poszczególnych gatunków (tab. 1). Stopniowo komórki Cuénota zmniejszają się tak, że w dystalnym odcinku tej strefy z cylindrycznych stają się płaskimi, zawierającymi niewielkie jądro. Fizjologiczna ich rola polega na wytwarzaniu błony perytroficznej, odkładanej następnie w szczelinę zawartą między nimi i blaszką wstępującą zastawki kardialnej (rys. 3 i 4).

Następny odcinek tworzy kilka warstw olbrzymich komórek z małymi, okrągłymi jądrami i cytoplazmą słabo wybarwiającą się hematoksyliną. Cytoplazma zróżnicowana jest na zwartą ektoplazmę, stopniowo przechodzącą w endoplazmę — strukturę bardziej rozluźnioną, zwakuolizowaną. Każda komórka zakończona jest palczastym wyrostkiem skierowanym do jamy ciała. Najczęściej wyrostki te sterczą w trzech okółkach, jakkolwiek zdarzają się odstępstwa od tej reguły i wówczas dodatkowe, ale znacznie mniejsze wypukliny ustawione są przed lub za głównymi (rys. 3 i 4). Fizjologiczne znaczenie

Tabela 2. Długość poszczególnych odcinków jelita w stosunku do długości całego przewodu pokarmowego (%) u larw *Tanypodinae* (*R* — rozpiętość wartości, $\bar{x}$ — wartość średnia)
Table 2. Proportion (in %) of the length of particular sections of the alimentary tract to its whole length in *Tanypodinae* larvae (*R* — range of values, $\bar{x}$ — mean value)

Odcinek jelita / Section — Gatunek / Species		Jelito przednie Stomodaeum	Jelito środkowe Mesenteron	Jelito tylne Proctodaeum
Procladius culiciformis (L.)	*R*	26,1 – 34,2	34,6 – 46,1	25,2 – 34,1
	$\bar{x}$	29,7 ± 1,7	40,5 ± 2,4	29,8 ± 1,8
Apsectrotanypus trifascipennis (Zett.)	*R*	22,3 – 29,0	41,4 – 49,7	25,3 – 32,6
	$\bar{x}$	24,3 ± 1,4	47,4 ± 2,7	28,3 ± 1,6
Macropelopia nebulosa (Meig.)	*R*	26,2 – 32,8	32,6 – 39,9	30,1 – 36,2
	$\bar{x}$	30,9 ± 1,2	36,0 ± 1,4	33,1 ± 1,3
Clinotanypus nervosus (Meig.)	*R*	22,0 – 31,4	36,7 – 45,7	27,3 – 36,7
	$\bar{x}$	26,6 ± 1,3	40,7 ± 1,9	32,7 ± 1,6
Natarsia punctata (Fabr.)	*R*	26,5 – 36,5	31,4 – 44,1	23,7 – 39,9
	$\bar{x}$	31,4 ± 1,6	34,7 ± 1,9	33,9 ± 2,4
Conchapelopia melanops (Wied.)	*R*	23,6 – 33,9	30,4 – 43,5	31,4 – 38,2
	$\bar{x}$	31,3 ± 2,0	35,4 ± 2,0	33,3 ± 1,7

palczastych wyrostków w cardia *Chironomidae* nie zostało dotychczas wyjaśnione.

Szyjka – kolejna strefa worka kardialnego – zbudowana jest z niewielkich, cylindrycznych komórek nabłonka z dużymi jądrami oraz nielicznych włókien mięśniowych okrężnych (rys. 3 i 4).

W czasie dokonywania serii pomiarów, będących podstawą do obliczenia względnej długości poszczególnych odcinków przewodu pokarmowego, charakterystykę metryczną aparatu kardialnego łączono z jelitem środkowym (tab. 2). Taki tok postępowania uwarunkowany był endodermalnym pochodzeniem worka kardialnego, jedynego elementu aparatu kardialnego, możliwego do wyróżnienia makroskopowego na zewnętrznej powierzchni jelita.

Jelito środkowe

Jelito środkowe larw gatunków z podrodziny *Tanypodinae*, intensywnie żółte w przedniej, rozszerzonej części, stopniowo zmniejsza swoją średnicę, stając się w końcowym odcinku wąską rurą o mlecznobiałym zabarwieniu. Nabłonek mesenteron jest w wysokim stopniu wyspecjalizowany w kierunku wydzielania enzymów i wchłaniania strawionego pokarmu. Pod względem struktury i funkcji epithelium w jelicie środkowym wyróżnia się trzy odrębne strefy:

I – położoną tuż za workiem kardialnym, utworzoną przez niskie komórki o zwartej cytoplazmie; rhabdorium niewyraźne; muskulatura słaba.

II – obejmującą około 85% długości całego jelita. W szczytowej części większości komórek widoczna jest zwakuolizowana cytoplazma, natomiast jądra znajdują się w ich podstawie. Regeneracyjne komórki, które zastępują komórki stare, zużyte w procesie wydzielania, są rozrzucone, najczęściej po dwie razem, na całym obwodzie jelita, ale nie tworzą krypt. Warstwa pałeczkowata pryzmatycznych komórek dobrze widoczna; włókna mięśniowe okrężne regularnie rozmieszczone; wewnętrzna muskulatura podłużna słaba (rys. 5).

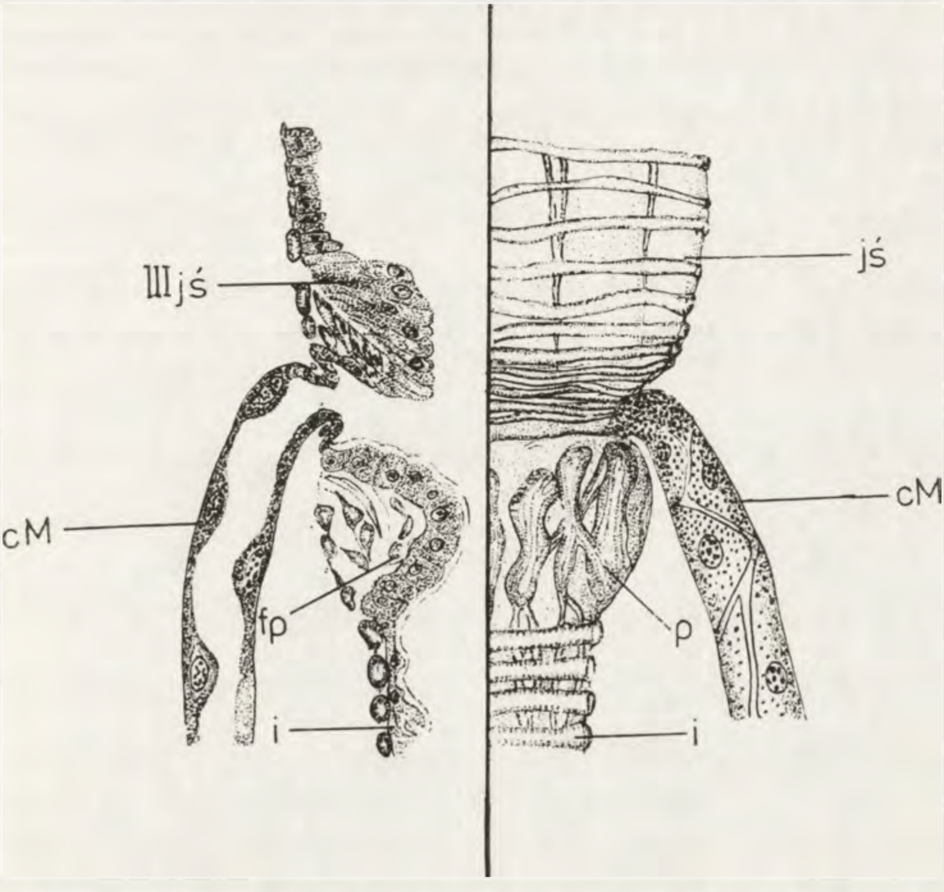
III – graniczącą z odcinkiem pylorycznym jelita tylnego; wydłużone komórki nabłonka tworzą okrężny fałd, do którego wnikają włókna mięśniowe podłużne; muskulatura okrężna dobrze rozwinięta (rys. 6).

Cewki Malpighiego

Cewki Malpighiego, z jednej strony ślepo zakończone w jamie ciała, drugim końcem otwierają się, każda oddzielnie, do przewodu pokarmowego na granicy jelita środkowego i tylnego. Otwory czterech cewek, o jednakowej średnicy na całej długości, są u larw *Tanypodinae* rozsunięte. Dwie dłuższe cewki, skierowane ku przodowi ciała, uchodzą do jelita wyżej i bardziej dośrodkowo

niż cewki krótsze, skrzyżowane nad jelitem tylnym (rys. 1 i 6). Sposób ustawienia rurek wydalniczych w jamie ciała jest bardzo swoisty dla larw *Tanypodinae* i odbiega od schematu charakterystycznego dla przedstawicieli innych podrodzin.

W swoim podstawowym odcinku cewki te są intensywnie czerwonobrunatne — zabarwienie ich jest efektem koncentracji w komórkach dużej ilości krystalicznych konkrecji substancji wydalanych.



Rys. 6. *Clinotanypus nervosus* (Meig.), końcowy odcinek jelita środkowego i początkowy tylnego (z lewej strony przekrój podłużny, z prawej strony powierzchnia zewnętrzna): cM — cewka Malpighiego, fp — fałd pyloryczny, i — jelito cienkie, jś — jelito środkowe, IIIjś — trzecia strefa jelita środkowego, p — odcinek pyloryczny; (240×).

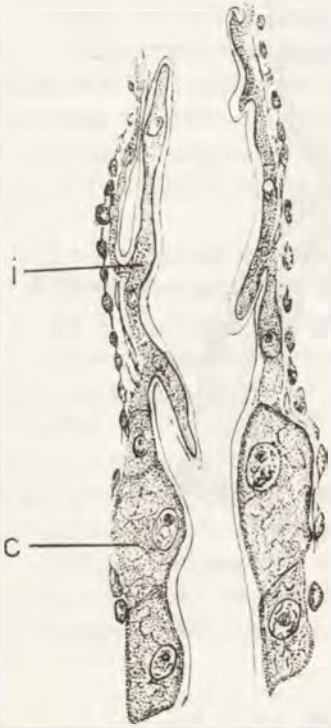
Fig. 6. *Clinotanypus nervosus* (Meig.), posterior part of mesenteron and anterior part of proctodaeum (left side: longitudinal section, right side: outer surface): cM — Malpighian tubule, fp — fold of pylorus, i — ileum, jś — mesenteron, IIIjś — third zone of mesenteron, p — pyloric region; (240×).

Jelito tylne

W jelicie tylnym larw wyróżnia się cztery, mniej lub bardziej zróżnicowane odcinki.

Pierwszy z nich, pylorus, ma wygląd niedużego, silnie umięśnionego nabrzmienia. Bardzo charakterystyczną cechą tej strefy są liczne, nieregularnie rozmieszczone włókna mięśniowe (rys. 6). Komórki nabłonka, o jednakowej średnicy i wysokości, u larw drugiej grupy tworzą wyraźny fałd, sterczący do światła jelita. Jądra epithelium duże, intima cienka.

Jelito cienkie makroskopowo przypomina przełyk, ze względu na równomierne rozmieszczenie mocnych okrężnych włókien mięśniowych. Usytuowane pod nimi mięśnie podłużne są znacznie słabsze. Silnie pofałdowaną tkankę nabłonkową tworzy cienka warstwa cytoplazmy zwiększającej swoją objętość w miejscu położenia jądra (rys. 7). Odcinek ten kończy przedzastawkowy oddział jelita tylnego. Brak zastawki rektalnej.



Rys. 7. *Clinotanypus nervosus* (Meig.), jelito cienkie i grube, przekrój podłużny: c – jelito grube, i – jelito cienkie; (240 ×).

Fig. 7. *Clinotanypus nervosus* (Meig.), ileum and colon, longitudinal section: c – colon, i – ileum; (240 ×).

Początek jelita grubego zaznacza się na zewnętrznej powierzchni przewodu pokarmowego jako wyraźne zgrubienie, będące efektem znacznego zwiększenia objętości komórek nabłonka tego odcinka. Cytoplazma ich jest zwakuolizowana, jedynie w szczytowej części komórek epithelium bardziej zwarta, tworząca charakterystyczne prążkowanie, przypominające rhabdorium jelita środkowego. Jądra duże, muskulatura słaba (rys. 7).

Początkowy odcinek jelita prostego cechuje silny rozwój mięśni okrężnych, które w ostatnim segmencie odwłoka wyparte są przez włókna łączące ściankę rectum z pokrywami ciała. Silnie pofałdowany nabłonek jest podobnie ukształtowany jak w jelicie cienkim. Brak brodawek rektalnych.

DYSKUSJA I WNIOSKI

Długość poszczególnych odcinków przewodu pokarmowego jest uwarunkowana jakością i ilością substancji pokarmowych pobieranych przez larwy. Zależność ta dotyczy zwłaszcza jelita środkowego, które, zdaniem GOUINA (1946b) u drapieżnych larw *Macropelopia nebulosa* (MEIG.) osiąga do 25% długości całego jelita. Z przedstawionych danych (tab. 2) jednoznacznie wynika, iż w każdym z badanych przypadków, mimo zarysowującej się tendencji do relatywnego skracania jelita środkowego w porównaniu z ochotkami detrytusożernymi, pozostaje ono jednak najdłuższym odcinkiem przewodu pokarmowego. Weryfikacji należy również poddać hipotezę GOUINA (1946b), która zakłada uwarunkowanie długości mesenteron kształtem ciała owada. Uzyskane rezultaty nie potwierdzają tego przypuszczenia. Jelito środkowe smukłych larw (typ reprezentowany w badaniach przez *Natarsia punctata* (FABR.) i *Conchapelopia melanops* (WIED.) nie jest dłuższe niż u bardziej zwartych, krępych stadiów młodocianych innych gatunków. Pod względem struktury i fizjologii mesenteron larw gatunków *Tanypodinae* nie różni się niczym szczególnym od innych *Chironomidae* (GOUIN 1946b, KOCKA 1976, PIERSON 1956).

Najwyższa zmienność cechuje aparat kardialny badanych gatunków; dotyczy to zwłaszcza strefy palczastych wyrostków i brodawek utworzonych z komórek Cuénota oraz, w nieco mniejszym stopniu, zastawki kardialnej.

Liczbę okółków, podobnie jak i wyrostków tworzących każdy okółek, należy uznać raczej za stałą cechę gatunkową, na której podstawie trudno jednak wnioskować o stopniu pokrewieństwa badanych taksonów (tab. 1). Pod względem innej właściwości – skrócenia palczastych, ślepych wyrostków ustawionych po grzbietowej i brzusznej powierzchni aparatu kardialnego, będącego efektem spłaszczenia ciała – wśród larw *Tanypodinae* zarysowują się dwie tendencje: pierwsza wyraża się ich wyraźnym zmniejszeniem i charakterystyczna jest dla *Natarsia punctata* (FABR.) i *Conchapelopia melanops* (WIED.), druga przejawia się minimalnym wpływem kształtu ciała na długość wyrostków, a występuje u pozostałych gatunków. Liczba brodawek utworzonych przez komórki Cuénota jest stała dla gatunku (tab. 1) – wydaje się raczej wątpliwe, aby miała wartość cechy identyfikacyjnej, użytecznej dla wyższej kategorii – plemienia. Trudno jednak o wyciąganie daleko idących wniosków, dotyczących szczególnie bardzo bogatego w gatunki i rodzaje plemienia *Pentaneurini*, reprezentowanego w badaniach jedynie przez *Conchapelopia melanops* (WIED.). Następny element cardia – zastawka kardialna – zbudowana jest według

dwóch, nieco odmiennych planów budowy, ale każdy z nich występuje w prawie niezmienionej formie u poszczególnych grup gatunków.

Rozmaitość kształtu narządów gębowych i puszki głowowej larw była podstawowym kryterium branym pod uwagę przy tworzeniu systemu klasyfikacyjnego *Tanypodinae* (Zavřel i Thienemann 1921). Muskulatura jamy gębowej i gardzieli oraz miejsce przyczepu mięśni poruszających przydatkami gębowymi do puszki głowowej stanowiły natomiast przedmiot tylko nielicznych opracowań, dotyczących właściwie tylko jednego gatunku – *Macropelopia nebulosa* (Meig.) (Bryce 1960, Gouin 1959, Morgan 1949).

Przełyk stadiów młodocianych *Tanypodinae*, w odróżnieniu od silnie zróżnicowanego początkowego odcinka jelita przedniego, ukształtowany jest według jednolitego planu budowy, uwarunkowanego drapieżnym trybem życia. Silnie wydłużona, dobrze umięśniona rura przełyku charakterystyczna jest również dla drapieżnych larw z innych podrodzin np. z rodzaju *Cryptochironomus* Kieffer (Kuražskovskaja 1966).

Larwy *Tanypodinae* nie budują domków i ten element ich behawioru, w połączeniu z niewielkimi wymiarami gruczołów ślinowych, był podstawą hipotezy o szczątkowym charakterze tych narządów. Jednakże doświadczenia Kuražskovskiej (1966) nie tylko nie potwierdziły tych przypuszczeń, ale dostarczyły pewnych danych o aktywnym współuczestniczeniu gruczołów ślinowych w procesie sekrecji proteaz.

Jelito tylne jest odcinkiem równym lub dłuższym od jelita przedniego, jednak wykazuje daleko większe zróżnicowanie, zarówno strukturalne, jak i funkcjonalne. Cechą bardzo specyficzną dla larw badanych gatunków jest brak zastawki rektalnej na granicy ileum i colon. Pod względem wielkości fałdu w odcinku pylorycznym larwy *Tanypodinae* nie przedstawiają już tak jednolitego zbioru. Silnie umięśniony płat nabłonka sterczy daleko w światło jelita larw grupy drugiej (rys. 6), natomiast w pierwszej grupie gatunków jest on ledwie zauważalną wypukliną nabłonka. Pozostaje do wyjaśnienia w toku dalszych badań ewentualna homologia tego fałdu z zastawką pyloryczną innych owadów. Napotyka to pewne trudności, w tym także natury terminologicznej, gdyż w wielu opracowaniach typowy, endodermalny fałd jelita środkowego nazywa się błędnie pyloryczną, ektodermalną zastawką, mimo różnego pochodzenia tych struktur. Oczywiście przy ustalaniu homologii tych narządów nie należy poprzestać tylko na kryterium położenia, ale także uwzględnić informacje o fizjologicznym znaczeniu silnie umięśnionego płata w odcinku pylorycznym ochotek *Tanypodinae*. Dyskusyjną jest także kwestia występowania brodawek rektalnych w jelicie prostym larw *Tanypodinae*. Obecność trzech takich brodawek w przewodzie pokarmowym larw *Macropelopia nebulosa* (Meig.) stwierdził Gouin (1946b). Należy nadmienić, iż u żadnej larwy badanych gatunków, w tym także *Macropelopia nebulosa* (Meig.), nie zaobserwowano tych narządów. Być może wykształcenie brodawek rektalnych u larw *Tanypodinae* należy wiązać z określonym stanem fizjologicznym, zwanym krytycz-

nym, poprzedzającym bezpośrednio przepoczwarczenie. Pewną przesłanką przemawiającą za tą hipotezą jest fakt, iż pojawienie się w jelicie prostym larw *Glyptotendipes gripekoveni* Kieff. dwóch stożkowatych brodawek rektalnych jest symptomem pierwszych zmian zachodzących podczas przeobrażenia (Kocka-Grzybkowska 1979). Przypuszczenie, że Gouin (1946b) preparował przewody pokarmowe larw wchodzących w okres krytyczny jest tylko hipotezą, którą należy w toku dalszych badań zweryfikować, ale która może tłumaczyć obecność (Gouin 1946b) lub brak (autorka) brodawek w jelicie prostym larw *Macropelopia nebulosa* (Meig.).

Reasumując należy stwierdzić, iż biorąc jako podstawowe kryterium anatomię przewodu pokarmowego, wśród larw gatunków *Tanypodinae* można wyróżnić dwie odrębne grupy. Podział ten jest w zasadzie równoważny klasyfikacji wprowadzonej przez Zavřela i Thienemanna (1921). Grupa pierwsza odpowiada sekcji *Micropelopiae*, druga — z wyjątkiem *Clinotanypus nervosus* (Meig.) — sekcji *Tanypi*. W bardzo wnikliwej rewizji taksonomicznej dokonanej przez Fittkau (1962) gatunki grupy pierwszej należą do plemienia *Pentaneurini*, natomiast gatunki grupy drugiej zaszeregowane są do kilku odrębnych plemion. W późniejszych publikacjach systematycznych w jeszcze wyższym stopniu zauważalna jest tendencja do formalnego wyodrębniania oddzielnych taksonów (rodzajów i plemion), ale zróżnicowanie układu pokarmowego nie znajduje odzwierciedlenia w nowym układzie taksonomicznym *Tanypodinae*. Oczywiście należy pamiętać, że opracowanie nowoczesnego naturalnego układu systematycznego wymaga uwzględnienia cech morfologicznych, behawioralnych i ekologicznych nie tylko larw, ale także poczwarek i imagines.

W chwili obecnej brak danych porównawczych, pozwalających jednoznacznie określić czy i w jakim stopniu odrębność w budowie jelita obu grup larw wiąże się ze zróżnicowaniem pobieranego pokarmu. Najczęstszym celem dotychczas prowadzonych badań było bowiem ustalenie listy gatunkowej ofiar (Izvekova 1967, Luferov 1961), znacznie rzadziej udziału procentowego ofiar w składzie pokarmu (Tarwid 1969) lub sporadycznie tylko pokarmowych racji dobowych niektórych gatunków (Kajak i Dusoge 1970).

PIŚMIENNICTWO

Bryce D. 1960. Studies on the larvae of the British *Chironomidae* with keys to the *Chironominae* and *Tanypodinae*. Brit. Ent. Soc. Trans., Manchester, **14**: 19–62.

Fittkau E. J. 1962. Die *Tanypodinae* (*Diptera*: *Chironomidae*). Die Tribus *Anatopyniini*, *Macropelopiini* und *Pentaneurini*. Abh. Larvalsyst. Insekten, Berlin, **6**: 1–453.

Gouin F. 1946a. Le cardia de l'intestin larvaire de quelques Chironomides, son importance pour systematique. Rev. franç. Ent., Paris, **13**: 28–33.

Gouin F. 1946b. Recherches morphologiques sur le mésentèron et le proctodeum des larves de Chironomides. Arch. Zool. exp. gén., Paris, **84**: 335–374.

Gouin F. 1959. Morphology of the larval head of some *Chironomidae*. Smithson, misc. Coll., Washington, **137**: 175–201.

IZVEKOVA E. 1967. Nekotorye materialy po pitaniju ličinok *Cryptochironomus* iz gr. *defectus* KIEFF. i *Procladius* SKUSE. Bull. Soc. Nat. Moscou, Moskva, **72**: 155–156.

KAJAK Z., DUSOGE K. 1970. Production efficiency of *Procladius choreus* MG. (*Chironomidae, Diptera*) and its dependence on the trophic conditions. Pol. Arch. Hydrobiol., Warszawa, **17**: 217–224.

KOCKA M. 1976. Przewód pokarmowy larw *Glyptotendipes gripekoveni* KIEFF. (*Tendipedidae, Diptera*). Zesz. nauk. UŁ, S. II, Łódź **3**: 79–93.

KOCKA-GRZYBKOWSKA M. 1979. Metamorfoza przewodu pokarmowego *Glyptotendipes gripekoveni* KIEFF. (*Chironomidae, Diptera*). Zesz. nauk. UŁ, S. II, Łódź, **18**: 119–139.

KURAŽSKOVSKAJA T. 1966. Stroenie kišečnika i sljunnych želez ličinok *Chironomidae* (*Diptera*). Trudy Inst. Vnutrenn. Vod, Moskva, **12**: 286–296.

LUFEROV V. 1961. O pitanii ličinok *Pelopiinae* (*Diptera, Tendipedidae*). Trudy Inst. Biol. Vodochran., Moskva, **4**: 232–245.

MORGAN J. 1949. Notes on the morphology of some species of *Tanypodinae* (*Diptera, Chironomidae*). Proc. roy. ent. Soc. London, **24**: 39–45.

PIERSON M. 1956. Contribution a l'histologie de l'apparail digestif de *Chironomus plumosus* L. Ann. Sci. nat. (Zool.), Paris, **18**: 107–122.

ROBACK S. S., MOSS W. W. 1978. Numerical taxonomic studies on the congruence of classifications for the genera and subgenera of *Macropelopiini* and *Anatopyniini* (*Diptera*: *Chironomidae*: *Tanypodinae*). Proc. Acad. nat. Sci. Philad., Philadelphia, **129**: 125–150.

TARWID M. 1969. Analysis of the contents of the alimentary tract of predatory *Pelopiinae* (*Chironomidae*). Ekol. pol., A, Warszawa, **17**: 125–131.

THIENEMANN A., ZAVŘEL J. 1921. Die Metamorphose der Tanypinen. I. Arch. Hydrobiol., Stuttgart, Suppl. 2: 566–654.

ZAVŘEL J., THIENEMANN A. 1921. Die Metamorphose der Tanypinen. II. Arch. Hydrobiol., Stuttgart, Suppl. 2: 655–785.

Uniwersytet Łódzki,
Zakład Anatomii Porównawczej
i Ekologii Zwierząt, 90-237 Łódź,
ul. Banacha 12/16

SUMMARY

[Title: The alimentary tract in some *Tanypodinae* larvae (*Diptera, Chironomidae*)]

The structure of alimentary tract of some *Tanypodinae* larvae (a list of investigated species is given on p. 268) was described with special reference to the morphological differentiation from the point of view of its possible application to taxonomy.

Besides characters conditioned by predatory way of life, which are also typical for the predatory larvae of other subfamilies of the *Chironomidae* (e.i. the elongation of oesophagus of the cost of mesenteron), there are some which are specific to the *Tanypodinae*. They are: lack of rectal valve and rectal papillae, compactness of the cardiac apparatus, small size of salivary glands, and position of the Malpighian tubules.

On the ground of anatomy of the cardiac valve and the size of the fold in the pylorus, the larvae of *Tanypodinae* can be divided into two groups. To the first one belong *Natarsia punctata* (Fabr.) and *Conchapelopia melanops* (Wied.) (it corresponds to the section *Micropelopiae*); to the second group belong the remaining species (section *Tanypi*, except *Clinotanypus nervosus* (Meig.), in the sense given by Zavřel and Thienemann 1921).

On the other hand, a great variability exists in the number and arrangement of caecal diverticula, as well as of papillae originating from Cuénot's cells in the endodermal cardiac sac, so in this respect there was impossible to notice any regular evolutionary trend in the larvae of the investigated species.

РЕЗЮМЕ

[Заглавие: Строение пищеварительного канала личинок некоторых *Tanypodinae* (*Diptera, Chironomidae*)]

В статье описано строение пищеварительного канала личинок видов из подсемейства *Tanypodinae* с особым учетом морфологических различий с точки зрения их пригодности для таксономических целей.

Наряду с признаками, обусловленными хищническим способом питания, свойственными также личинками иных видов из иных подсемейств со сближенным фагизмом (как например, удлинение пищевода за счет средней кишки) имеются признаки, специфические для рассматриваемого подсемейства. К ним относятся: отсутствие ректального клапана и ректальных бугорков, компактность кардиального аппарата, небольшие размеры слюнных желез, положением мальпиниевых желез. Принимая во внимание анатомическое строение кардиального клапана и величину складки в пилорическом отделе, личинки *Tanypodinae* можно разделить на две группы: первая группа — *Natarsia punctata* (Fabr.) и *Conchapelopia melanops* (Wied.) (это соответствует секции *Micropelopiae*); вторая группа — остальные виды (секция *Tanypi*, за исключением *Clinotanypus nervosus* (Meig.) в интерпретации Zavřel'a и Thienemann'a 1921).

С точки зрения числа мутовок и составляющих их отростков, а также бугорков образовывающихся из клеток Кенота эндодермального кардиального мешка ювенальные стадии характеризует значительная разнородность, в которой трудно заметить определенный, однозначный тренд.
